



TITLE:

§ 7. Conservative and dissipative biological associations (Biomathematics Kyoto Summer School)

AUTHOR(S):

今井, 俊文

CITATION:

今井, 俊文. § 7. Conservative and dissipative biological associations (Biomathematics Kyoto Summer School). 数理解析研究所講究録 2005, 1448: 116-125

ISSUE DATE:

2005-09

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/47678>

RIGHT:

§ 7. Conservative and dissipative biological associations

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻 今井俊文 (Toshifumi Imai)
Graduate School of Science and Engineering,
Shizuoka University

No. 1

前節までの議論を拡張し、系のクラス間における基本的な区別を発展させる。

モデルの仮定：

各々の種の成長率は、自分自身の種の数に線形依存する。同様に、出会いの効果によって他の種の個々の数に線形依存する。

出会いの効果は、出会いの数に対して定数の比例である。(§ 2 の No.1 では、出会いは片方に得、もう片方に損、又は何も効果は無いとしたが、ここではそれは関係ない)

(B) と (D) の一般系を次のように定義する。

$$(E) \quad \frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r \quad r = 1, \dots, N$$

ϵ_r : 種の増加や減少の一定の効果に依存する定係数

p_{rs} : 種の相互作用に依存する定係数

ϵ_r は各々の種が独立して持っている成長率で gross growth rates, または単に growth rates と呼ぶ。 $\epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s$ は共存による成長率で net growth rates と呼ぶ。

No. 2

§ 2 の No.3 の定理を適用する。すなわち、

『もし少なくとも1つの i について $\epsilon_i > 0$ であれば、すべての種が絶滅することはない』

$\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ を正数として、

$$F(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_s N_r$$

とおく。このとき次の定理が成立する。

『もし2次形式 F が正定値ならば、いずれの N_1, N_2, \dots, N_n もある時間から N より大きいまま残ることができないような N が存在する』

(証明)

(E) の両辺に α_r をかけて次の式を得る。

$$\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r - F(N_1, N_2, \dots, N_n)$$

$N_r = 1$ とし、すべての正の $N_1, N_2, \dots, N_{r-1}, N_{r+1}, \dots, N_n$ に対する F の下限を m_r と表す。仮定より F は正定値なので、 $m_r > 0$ 。

m を m_1, m_2, \dots, m_n の最小値とし、 $\sum_{r=1}^n |\alpha_r \epsilon_r| < E$ とおく。

また、ある時刻 t_1 から N_r は $\frac{E+1}{m} = N$ より大きいと仮定する。

さらに、 $t_2 > t_1$ のとき、 $N_1(t_2), N_2(t_2), \dots, N_n(t_2)$ の最大値を $M(t_2)$ とする。

そのとき、

$$F(N_1, N_2, \dots, N_n)_{t=t_2} = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_s(t_2) N_r(t_2)$$

$$\frac{\sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_s(t_2) N_r(t_2)}{M^2(t_2)} = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} \frac{N_s(t_2)}{M(t_2)} \frac{N_r(t_2)}{M(t_2)} > m_2 \geq m$$

$$\sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_s(t_2) N_r(t_2) > m M^2(t_2)$$

$$\text{よって、} \quad F(N_1, N_2, \dots, N_n)_{t=t_2} > m M^2(t_2) \quad \dots (i)$$

$$\text{また、} \quad \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r(t_2) = \alpha_1 \epsilon_1 N_1(t_2) + \alpha_2 \epsilon_2 N_2(t_2) + \dots + \alpha_n \epsilon_n N_n(t_2)$$

$$\begin{aligned} \text{一方、} \quad EM(t_2) &> \left(\sum_{r=1}^n |\alpha_r \epsilon_r| \right) M(t_2) \\ &= \{ |\alpha_1 \epsilon_1| + |\alpha_2 \epsilon_2| + \dots + |\alpha_n \epsilon_n| \} M(t_2) \\ &= |\alpha_1 \epsilon_1| M(t_2) + |\alpha_2 \epsilon_2| M(t_2) + \dots + |\alpha_n \epsilon_n| M(t_2) \end{aligned}$$

$$\text{よって、} \quad \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r(t_2) < EM(t_2) \quad \dots (ii)$$

$$\left(\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \right)_{t=t_2} = \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r(t_2) - F(N_1, N_2, \dots, N_n)_{t=t_2} \quad \text{なので、(i), (ii) より、}$$

$$\left(\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \right)_{t=t_2} < \{E - m M(t_2)\} M(t_2) \quad \text{を得る。}$$

$$M(t_2) > N = \frac{E+1}{m} \text{ より、} -M(t_2) < -\frac{E+1}{m} \quad \dots (iii)$$

$$\begin{aligned} \text{また、} \quad \left(\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \right)_{t=t_2} &< \{E - m M(t_2)\} M(t_2) < \left\{ E - m \frac{E+1}{m} \right\} M(t_2) = -M(t_2) \quad \dots (iv) \end{aligned}$$

$$(iii), (iv) \text{ より、} \quad \left(\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \right)_{t=t_2} < -\frac{E+1}{m}$$

これは、 N_1, N_2, \dots, N_n のうちのいくつかは負にならないといけないことを意味する。
 しかし、 N_r は正にしかなりえないので、矛盾。
 また、方程式 (E) から次を得る。

$$N_r = N_r^0 \exp \left(\int_0^t \left(\epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s(t) \right) dt \right)$$

ここで、 N_r^0 は $t=0$ のときの N_r の値。
 このとき N_r^0 は正でなければならないし、そのとき N_r も正になる。よって、 N_r のいずれも t_1 以降に $N = \frac{E+1}{m}$ より大きいまま残ることができないような数 N が存在する。
 (証明終)

さて、2つの定理

『もし少なくとも1つの i について $\epsilon_i > 0$ であれば、すべての種が絶滅することはない』
 『もし2次形式 F が正定値ならば、いずれの N_1, N_2, \dots, N_n もある時間から N より大きいまま残ることができないような N が存在する』

から次の命題を得る。

『もし少なくとも1つの成長率 ϵ_i が正で、かつ、2次形式 F が正定値ならば、生物群集は安定である』

“安定”とは、すべての群集は絶滅することは不可能であり、どの種も境界なしでは増加することができないことを意味する。

No. 3

『 F が正定値のとき、 p_{rs} の行列式は0にはならない』

(証明)

もしこの行列式が0であるなら、自明な解以外の解をもつので、

$$\sum_{s=1}^n p_{rs} N_s = 0$$

をみたす一組の N_1, N_2, \dots, N_n (正, 負, またはすべてが0でない0) が存在する。
 そのとき、

$$0 = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_s N_r = F(N_1, N_2, \dots, N_n)$$

となり、 F が正定値であるという仮定に反する。

(証明終)

この前提から、 N_s が非ゼロ解 q_s をもつとき、

$$(E') \quad \epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s = 0$$

を仮定する。その時、恒等式 $\epsilon_r = \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s$ より (E) は、

$$\begin{aligned}
 \frac{dN_r}{dt} &= - \sum_{s=1}^n p_{rs} (N_s - q_s) N_r \quad r = 1, \dots, N \\
 \frac{\frac{dN_r}{dt}}{q_r} &= - \frac{\sum_{s=1}^n p_{rs} (N_s - q_s) N_r}{q_r} \\
 \frac{N_r}{q_r} = n_r \text{とおくと,} \quad \frac{dn_r}{dt} &= - \sum_{s=1}^n p_{rs} (q_s n_s - q_s) n_r \\
 &= - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s (n_s - 1) n_r \quad (44) \\
 \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r \frac{n_r - 1}{n_r} \frac{dn_r}{dt} &= - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n p_{rs} \alpha_r q_r q_s (n_s - 1) (n_r - 1)
 \end{aligned}$$

ここで、

$$(45) \quad \frac{1}{2} (p_{rs} \alpha_r + p_{sr} \alpha_s) = m_{rs} = m_{sr}$$

$$(46) \quad F(x_1, x_2, \dots, x_n) = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} x_r x_s \quad \text{とおけば,}$$

$$\begin{aligned}
 \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r \left(1 - \frac{1}{n_r}\right) \frac{dn_r}{dt} &= - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \frac{1}{2} (p_{rs} \alpha_r + p_{sr} \alpha_s) q_r q_s (n_s - 1) (n_r - 1) \\
 \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r \left(\frac{dn_r}{dt} - \frac{1}{n_r} \frac{dn_r}{dt}\right) &= - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} (n_r - 1) q_r (n_s - 1) q_s \\
 x_r &= (n_r - 1) q_r \text{とおけば,} \\
 \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r \left(\frac{dn_r}{dt} - \frac{d}{dt} \ln n_r\right) &= - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} x_r x_s \\
 \frac{d}{dt} \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r (n_r - \ln n_r) &= -F(x_1, x_2, \dots, x_n) \\
 \int_0^t d(\alpha_1 q_1 (n_1 - \ln n_1) + \alpha_2 q_2 (n_2 - \ln n_2) + \dots + \alpha_n q_n (n_n - \ln n_n)) &= - \int_0^t F(x_1, x_2, \dots, x_n) dt \\
 \left[\alpha_1 q_1 (n_1 - \ln n_1) + \alpha_2 q_2 (n_2 - \ln n_2) + \dots + \alpha_n q_n (n_n - \ln n_n) \right]_0^t &= - \int_0^t F(x_1, x_2, \dots, x_n) dt
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 (\text{左辺}) &= \alpha_1 q_1 (\ln e^{n_1} - \ln n_1) + \alpha_2 q_2 (\ln e^{n_2} - \ln n_2) + \dots + \alpha_n q_n (\ln e^{n_n} - \ln n_n) - C' \quad C' > 0 \\
 &= \ln \left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{\alpha_1 q_1} + \ln \left(\frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{\alpha_2 q_2} + \dots + \ln \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{\alpha_n q_n} - \ln e^{C'} \\
 &= \ln \frac{\left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{\alpha_1 q_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{\alpha_2 q_2} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{\alpha_n q_n}}{e^{C'}}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\ln \frac{\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 q_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\alpha_2 q_2} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n q_n}}{e^{C'}} &= - \int_0^t F(x_1, x_2, \cdots, x_n) dt \\
\frac{\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 q_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\alpha_2 q_2} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n q_n}}{e^{C'}} &= \exp \left(- \int_0^t F(x_1, x_2, \cdots, x_n) dt \right) \\
\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 q_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\alpha_2 q_2} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n q_n} &= C \exp \left(- \int_0^t F(x_1, x_2, \cdots, x_n) dt \right)
\end{aligned}$$

q_1, q_2, \cdots, q_n はすべて正と仮定する。(つまり平衡状態が存在する)
 このとき、

2次形式 (46) がゼロ

⇒種数はすべて正数の有界にとどまり、少なくとも1種は非減衰変動する。(∵ §3, No.1
 の定理より)

2次形式 (46) が正

⇒各々の種数の変動は正数の有界になる。(∵ §6, No.2 の1) より)

2次形式 (46) が正定値

⇒単一の種の変動は単調減衰変動を示すので、生物群集は平衡状態に向かう。(∵ §6,
 No.2 の2) より)

F は次のようにも書ける。

$$\begin{aligned}
F(x_1, x_2, \cdots, x_n) &= \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} x_r x_s \\
&= \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \frac{1}{2} (p_{rs} \alpha_r + p_{sr} \alpha_s) (n_r - 1) q_r (n_s - 1) q_s \\
&= \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} (n_r q_r - q_r) (n_s q_s - q_s) \\
&= \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} (N_r - q_r) (N_s - q_s) \quad (47)
\end{aligned}$$

§6, No.2 で、変動の減衰は機械システムの内部摩擦と比較された。(47) の F は、この減衰動作の “measure” としてとらえることができる。つまり、すべての種が平衡状態に向かって進む傾向を見るための指標となるものである。

F : fundamental form (基本形)

(E'): equilibrium equation (平衡方程式) と呼ぼう。

No. 4

2次形式 (46) がゼロになるために p_{rs} が満たすべき必要条件と十分条件を求める。
まず必要条件について

$m_{rs} = 0$ であれば (46) はゼロなので、(45) 式より、

$$\begin{aligned}
 p_{rs}\alpha_r + p_{sr}\alpha_s &= 0 \\
 p_{rs} &= -\frac{\alpha_s}{\alpha_r}p_{sr} \\
 \text{同様に、} \quad p_{sg} &= -\frac{\alpha_g}{\alpha_s}p_{gs}, \quad p_{gr} = -\frac{\alpha_r}{\alpha_g}p_{rg} \\
 \therefore p_{rs}p_{sg}p_{gr} &= -p_{sr}p_{gs}p_{rg} \\
 (48) \quad p_{rs}p_{sg}p_{gr} + p_{sr}p_{gs}p_{rg} &= 0 \\
 \text{また、} \quad p_{rr}p_{rr}p_{rr} + p_{rr}p_{rr}p_{rr} &= 0 \quad \text{より、} \\
 p_{rr} &= 0
 \end{aligned}$$

以上により、必要条件

$$\begin{aligned}
 & p_{rs} \text{ と } p_{sr} \text{ が異符号} \\
 (46) \quad F(x_1, x_2, \dots, x_n) = 0 & \Rightarrow (48) \quad p_{rs}p_{sg}p_{gr} + p_{sr}p_{gs}p_{rg} = 0 \\
 & \text{すべての } p_{rr} = 0
 \end{aligned}$$

が求まった。この必要条件は、十分条件でもある。つまり、

$$\begin{aligned}
 & p_{rs} \text{ と } p_{sr} \text{ が異符号} \\
 (48) \quad p_{rs}p_{sg}p_{gr} + p_{sr}p_{gs}p_{rg} = 0 & \Rightarrow (46) \quad F(x_1, x_2, \dots, x_n) = 0 \\
 & \text{すべての } p_{rr} = 0
 \end{aligned}$$

(証明)

(48) より、

$$\left(-\frac{p_{rs}}{p_{sr}} \right) = \left(-\frac{p_{rg}}{p_{gr}} \right) : \left(-\frac{p_{sg}}{p_{gs}} \right)$$

$$-\frac{p_{rs}}{p_{sr}} = w_{rs} \quad \text{とおくと、} \quad w_{rs} = w_{rg} : w_{sg}$$

w_{rs} は g に依存していないので、

$$\frac{w_{rg}}{w_{sg}} = \frac{w_r}{w_s}$$

ここで、 w_r, w_s はそれぞれ r, s に依存する。

$$\text{さらに、} \quad w_{rg} = \frac{w_r}{\left(\frac{w_s}{w_{sg}} \right)}$$

w_{rg} は s に依存しないので、 $\frac{w_s}{w_{sg}}$ も s に依存しない。

$$w_{rg} = \frac{\alpha_g}{\alpha_r} \quad \text{とおく。}$$

もし各々の p_{gr} に対応する p_{rg} が異符号ならば、 w_{rg} は正になり ($\because -\frac{p_{rg}}{p_{gr}} = w_{rg}$) 正の α_r を選ぶことができる。そのとき、

$$-\frac{p_{rg}}{p_{gr}} = \frac{\alpha_g}{\alpha_r} \quad \text{すなわち} \quad \alpha_r p_{rg} + \alpha_g p_{gr} = 0$$

任意の r と g について上式が成り立つので、

$$(46) \quad F(x_1, x_2, \dots, x_n) = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} x_r x_s = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \frac{1}{2} (p_{rs} \alpha_r + p_{sr} \alpha_s) x_r x_s = 0$$

(証明終)

No. 5

小さい単調な変動や減衰変動は、(44) 式で $n_s = 1 + \nu_s$ とおき、2 次の項を無視することと研究できる。

平衡状態は存在して、 F は正定値と仮定する。(44) で、 $n_s = 1 + \nu_s$ とおくと、

$$\begin{aligned} \frac{d(1 + \nu_r)}{dt} &= - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s (1 + \nu_s - 1)(1 + \nu_r) \\ \frac{d\nu_r}{dt} &= - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \nu_s - \nu_r \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \nu_s \end{aligned}$$

ν の 2 次の項を無視すると、

$$(49) \quad \frac{d\nu_r}{dt} = - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \nu_s$$

$\nu_r = \gamma_r e^{xt}$ とおくと、

$$(49') \quad \gamma_r x + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma_s = 0$$

これを行列であらわすと、

$$\begin{pmatrix} p_{11} + \frac{x}{q_1} & p_{12} & \cdots & p_{1n} \\ p_{21} & p_{22} + \frac{x}{q_1} & \cdots & p_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & p_{n2} & \cdots & p_{nn} + \frac{x}{q_n} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_1 \gamma_1 \\ q_2 \gamma_2 \\ \vdots \\ q_n \gamma_n \end{pmatrix} = 0$$

自明な解以外を持つ必要十分条件

$$(50) \quad \begin{vmatrix} p_{11} + \frac{x}{q_1} & p_{12} & \cdots & p_{1n} \\ p_{21} & p_{22} + \frac{x}{q_1} & \cdots & p_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & p_{n2} & \cdots & p_{nn} + \frac{x}{q_n} \end{vmatrix} = 0$$

この方程式の根は負の実部をもつ。実際に、 $x = x' + ix''$ を根、 $x' - ix''$ をその共役とし、

$$(\gamma'_r + i\gamma''_r) e^{(x' + ix'')t}, \quad (\gamma'_r - i\gamma''_r) e^{(x' - ix'')t} \quad r = 1, \dots, n$$

が (49') を満たすとする、

$$\begin{aligned} (\gamma'_r \pm i\gamma''_r) e^{(x' \pm ix'')t} (x' \pm ix'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s (\gamma'_s \pm i\gamma''_s) e^{(x' \pm ix'')t} &= 0 \\ \left\{ \gamma'_r x' - \gamma''_r x'' \pm i(\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') \right\} (\cos x''t \pm i \sin x''t) \\ + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s (\gamma'_s \pm i\gamma''_s) (\cos x''t \pm i \sin x''t) &= 0 \end{aligned}$$

実部について

$$\begin{aligned} (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') \cos x''t - (\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') \sin x''t + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \cos x''t - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \sin x''t &= 0 \\ \left\{ (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \right\} \cos x''t + \left\{ -(\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \right\} \sin x''t &= 0 \end{aligned}$$

虚部について

$$\begin{aligned} (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') \sin x''t + (\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') \cos x''t + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \sin x''t - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \cos x''t &= 0 \\ \left\{ (\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \right\} \cos x''t + \left\{ (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \right\} \sin x''t &= 0 \end{aligned}$$

$$\begin{pmatrix} (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s & -(\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \\ (\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s & (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos x''t \\ \sin x''t \end{pmatrix} = 0$$

自明な解以外を持つ必要十分条件

$$\begin{vmatrix} (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s & -(\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \\ (\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s & (\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \end{vmatrix} = 0$$

$$\begin{aligned}
& \left((\gamma'_r x' - \gamma''_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \right)^2 + \left((\gamma''_r x' + \gamma'_r x'') + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \right)^2 = 0 \\
& ((\gamma'_r)^2 + (\gamma''_r)^2) (x')^2 + 2 \left(\gamma'_r x' \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s + \gamma''_r x' \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \right) \\
& + \left\{ \left(\gamma''_r x'' - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \right)^2 + \left(\gamma'_r x'' + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \right)^2 \right\} = 0
\end{aligned}$$

$\alpha_r q_r$ 倍して、 r について和をとると、

$$\begin{aligned}
& \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r ((\gamma'_r)^2 + (\gamma''_r)^2) (x')^2 + 2 \left\{ F(q_1 \gamma'_1, \dots, q_n \gamma'_n) + F(q_1 \gamma''_1, \dots, q_n \gamma''_n) \right\} x' \\
& + \sum_{r=1}^n \alpha_r q_r \left\{ \left(\gamma''_r x'' - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma'_s \right)^2 + \left(\gamma'_r x'' + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s \gamma''_s \right)^2 \right\} = 0
\end{aligned}$$

$\therefore x' < 0$

No. 6

§ 2, No.1 の仮定の意味について考える。

各々の種 r に正の値 α_r を割り当てる。全体の関係（群集の値）は、

$$V = \sum_{r=1}^n \alpha_r N_r$$

となる。（§ 2 では α を平均体重とすると、 V は種の総重量と解釈していた）

$$(E) \quad \frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r \quad r = 1, \dots, n$$

より、 V は次のようになる。

$$\begin{aligned}
\frac{dV}{dt} &= \sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \\
&= \sum_{r=1}^n \alpha_r \left(\epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r \\
&= \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n p_{rs} \alpha_r N_r N_s \\
dV &= \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r dt - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n p_{rs} \alpha_r N_r N_s dt
\end{aligned}$$

どんな時間間隔 dt でも、関係の値は次の2つから成る。

$$dV_1 = \sum_{r=1}^n \alpha_r \epsilon_r N_r dt$$

... ϵ_r によって決まる各々の種の増加と減少の性質を考慮

$$dV_2 = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n p_{rs} \alpha_r N_r N_s dt$$

... 個体間の相互作用によって生じる

dV_2 について、どんな N_1, N_2, \dots, N_n に対してもゼロになるように α_r を選べば、個体の相互作用は群集の値に影響しない。群集の値 V が、相互作用によって影響しないように個々の値を割り当てることが可能である生物群集をコンサーバティブ (conservative) とよぶ。よって、§ 2, No.1 の仮定はコンサーバティブシステムをみたしている。

完全にコンサーバティブな生物群集は理想的な存在であり、それは自然の様子を近似することができるだけである。

さて、 F について次のような仮定をする。

$$F(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_s N_s \quad \text{は正定値}$$

この場合、個体間の相互作用は群集の値 V を減少させる。そのような生物群集をディシパティブ (dissipative) とよぶ。ディシパティブな関係は、より密接に多くの自然の様子を近似する。

No.4 より、

$$(48) \quad p_{rs} p_{sg} p_{gr} + p_{sr} p_{gs} p_{rg} = 0$$

がすべての組み合わせにおいて成り立ち、 p_{rs} が p_{sr} 異符号、かつ $p_{rr} = 0$ は、コンサーバティブであるための必要十分条件である。

添数が重複しないときだけ (48) 式が成り立ち、(重複する場合である) p_{rr} はすべて正であるとする。このとき関係はディシパティブである。この場合、各々の成長率は自分自身の数によって減少する相互作用をもつという § 6 に相当していて、特別に興味深い。